

MICROFLORE DE LA PHYLLOSPHÈRE DE QUELQUES VÉGÉTAUX HALOPHILES

par F. HINZELIN et P. LECTARD*

RÉSUMÉ. — Les auteurs étudient les levures de la phyllosphère de quelques plantes halophiles. La nature et l'état de la cuticule influent considérablement sur la population levuriforme. Le genre *Sporobolomyces*, le genre *Rhodotorula* et le genre *Cryptococcus* sont particulièrement représentés. La population pigmentée domine nettement la population dite « blanche ». La flore levuriforme des plantes halophiles diffère peu de celle des autres végétaux, elle semble plus spécifique.

ABSTRACT. — The authors learn the yeasts of the phyllosphere of some halophilic plants. The nature and the condition of the cuticle have a great influence on the yeast population. The *Sporobolomyces* genus, the *Rhodotorula* genus and the *Cryptococcus* genus are particularly represented. The pigmented population plainly dominates the population called « white ». The yeast flora of the halophilic plants is a little different from the one of the other plants, it seems to be more specific.

MOTS CLÉS : Levures - Phyllosphère - Halophytes.

INTRODUCTION

Les études précédemment réalisées sur les levures en milieu aquatique (HINZELIN 1973-1977), nous ont amenés à rechercher l'origine de ces microorganismes en dehors des zones de pollution où l'apport de levures est en relation avec les activités humaines. Le couvert végétal doit être un réservoir important à partir duquel les levures peuvent être entraînées dans les eaux.

Nous avons choisi d'étudier les plantes se développant sur les sols halomorphes, biotope naturel, en choisissant des stations à l'écart des contaminations dues à l'homme ou aux animaux d'élevage.

* Laboratoire de Cryptogamie - Faculté des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques, 5, rue Albert Lebrun - 54000 Nancy.

Ière PARTIE

I. — LES STATIONS HALOPHILES EN LORRAINE

Les principales stations halophiles lorraines se trouvent dans le bassin délimité par les 3 villes : Vic-sur-Seille, Château-Salins et Dieuze.

Cette région (Nord-Est de la France, Département de la Moselle) correspond à un quadrilatère de 20 km de long sur 12 km de large, arrosé par 3 rivières.

Les stations salées sont signalées par des étendues presque stérilisées par l'eau salée, ou occupées par la Salicorne lorsque la teneur du sol en chlorures n'est pas trop élevée.

Nous avons retenu pour cette étude, deux stations situées dans la vallée de la Seille :

- **Marsal** : La station se trouve dans les anciens fossés de la citadelle. Elle correspond à un suintement d'eau très salée (de 0,83 à 1,09 mole par litre) au centre d'une zone dénudée. En bordure se développent des groupements à *Salicornia ramosissima* Woods, très dispersés.

Un verger de mirabelliers (*Prunus x syriaca* Borkh) domine cette source salée et le fossé de drainage.

- **Lagrange-Fouquet** : Cette station se situe à proximité de Vic-sur-Seille, derrière une ferme. C'est un vaste pré clôturé parcouru par de nombreux canaux de drainage, séparés par des buttes sur lesquelles se développe abondamment *Althaea officinalis* L.

Autour d'une étendue plus ou moins importante stérilisée par l'eau salée ou occupée par *Salicornia ramosissima* Woods, on observe des zones envahies par des plantes de plus en plus tolérantes.

II. — LA FLORE HALOPHILE

Choix des espèces

Nous avons sélectionné 6 espèces :

Les halophytes stricts sont des plantes qui se développent uniquement sur des terrains salés. Les espèces choisies sont : 1 - *Salicornia ramosissima* Woods, 2 - *Atriplex hastata* L., 3 - *Aster tripolium* L., 4 - *Juncus gerardii* Loÿs. Parmi les espèces halophiles préférées, nous avons choisi : 5 - *Althaea officinalis* L. En outre, nous avons retenu une plante qui n'a aucun lien avec les sols halomorphes, mais qui pousse à proximité de la station de Marsal : 6 - *Prunus x syriaca* Borkh.

Description et écologie

■ *Salicornia ramosissima* Woods (Chénopodiacées)

C'est la plante la plus caractéristique des milieux salés. Elle colonise les dépressions humides où le sol présente une forte salure, mais elle ne tolère pas

de longues périodes de submersion, notamment lors de la période de reproduction. En mars, lorsque le terrain est fortement humide, mais non inondé, les premières germinations apparaissent. A la fin de l'été, elle fructifie, elle prend une teinte rouge vin. En hiver, il ne subsiste que des résidus desséchés.

* *Atriplex hastata* L. var. *oppositifolia* (Chénopodiacées)

Cette plante est capable de tolérer de fortes concentrations en sel, mais n'est représentée que par quelques plantules qui se situent en bordure de la dépression occupée par la Salicorne.

* *Aster tripolium* L. (Astéracées)

Elle occupe les parties basses et humides des stations halophiles et cerne la zone occupée par la Salicorne.

* *Althaea officinalis* L. (Malvacées)

Elle possède un appareil sécréteur constitué par des cellules et des poches à mucilage. Elle se développe sur les buttes.

* *Juncus gerardii* Loïs (Joncacées)

La jonchaie borde les cuvettes à Salicorne sur des surfaces plus ou moins étendues. Le jonc se développe dès que le sol est un peu surélevé. La végétation démarre dès le mois de mars. Cette plante vivace présente des feuilles glabres, longues. La floraison est peu visible. En automne, les parties aériennes jaunissent et séchent.

* *Prunus x syriaca* Borkh. (Rosacées)

C'est un arbre, les feuilles sont entières et dentées. Il fleurit début mai, ses fruits sont à maturité courant août. La cuticule de ceux-ci serait colonisée par les levures.

III. - LA PHYLLOSHERE

La surface des feuilles constitue un biotope spécial dans lequel l'activité des micro-organismes fluctue avec les conditions extérieures et avec le cycle de vie de la feuille-support.

C'est LAST (1955) et RUINEN (1956) qui emploient les premiers le mot «phylosphère». Elle constitue un des biotopes les plus étroitement liés aux caractéristiques du milieu environnant.

Composition chimique de la cuticule

Les cellules épidermiques sécrètent à la surface de la feuille une cuticule contenant des dérivés lipidiques très hydrophobes, des cires en particulier. La production de cire est fonction de l'intensité lumineuse.

La cuticule des plantes supérieures ne présente pas une composition chimique homogène. Les constituants chimiques de la cuticule ont été recensés par O.C. MACNAMARA, Ch. DICKINSON (1981). Les principaux composants sont des lipides, des cires, de la cutine, de la cellulose et de la pectine.

Adaptations particulières des plantes halophiles

Les plantes halophiles ont des feuilles épaisses. Leurs stomates sont fréquemment incrustés dans l'épiderme. Leur nombre est en général faible. Quelques espèces halophiles comme *Salicornia* possèdent des cellules scléreuses au niveau des nervures et de l'épiderme. Les cellules scléreuses peuvent atteindre de grandes tailles chez les plantes poussant sous de fortes concentrations salines.

Rapports Phyllosphère-Levures

La feuille est le siège d'échanges importants avec l'extérieur, par des phénomènes d'excrétion et d'absorption.

La vie dans la phyllosphère est très instable, elle varie en l'espace de quelques jours, suivant les conditions météorologiques, suivant la présence ou l'absence d'aliments exogènes. L'association de ces facteurs peut exercer une action synergique sur l'évolution de la microflore phyllosphérique. RUINEN (1956) pense que la phyllosphère est un biotope pour les levures.

Bien que représentant une grande uniformité morphologique, les levures ne constituent pas une unité taxinomique naturelle. Généralement unicellulaires, elles se reproduisent végétativement par bourgeonnement ou par scissiparité. Certains genres de levures présentent une reproduction sexuée.

Trois grandes sous-divisions apparaissent :

les Ascomycotina - les Basidiomycotina - les Deuteromycotina

Cette dernière est particulièrement représentée au niveau de la phyllosphère avec deux familles importantes :

- celle des Sporobolomycétacées, - celle des Cryptococcacées.

IIème PARTIE

I. - TECHNIQUES D'ÉTUDE

De nombreuses techniques d'isolement ont été décrites :

- LAST et PRICE (1963) décrivent une méthode préconisant l'impression de la feuille à tester.

- BEECH et DAVENPORT (1971) étudient la flore levuriforme des feuilles de pommier et de vigne, en vue d'examen quantitatif.

- DICKINSON (1971) utilise des méthodes de lavage et d'impression. D'autres méthodes comme la macération des feuilles, la méthode des « spores-fall » sont aussi pratiquées.

- PUCH et BUCKLEY (1971) décrivent des méthodes d'études et d'isolement des espèces de levures colonisant la surface des feuilles. Ils se servent surtout de matériel végétal ayant été agité dans de l'eau, puis déposé à la surface d'un milieu nutritif. L'eau de lavage est elle-mêmeensemencée sur un milieu adéquat.

L'association de plusieurs de ces méthodes permet d'étudier la population de levures à la surface d'une feuille.

1) Récolte des plantes

Nous avons récolté, dans des récipients stériles, les feuilles appartenant aux différentes espèces botaniques citées plus haut.

Nous évitons les échantillons souillés de terre. Nous prélevons des feuilles de maturité différente; les époques de récolte tiennent compte de l'évolution de la végétation : avril, juin, octobre.

2) Méthodes d'isolement

à partir d'un fragment de feuilles

Nous avons déposé sur le milieu d'isolement préalablement coulé en boîte de Pétri, les fragments végétaux. Ces derniers restent 3 jours dans la boîte.

Le milieu d'isolement est composé de : - glucose (20 g); - peptone (10 g); - extrait de levure (5 g); - agar (20 g); - chloramphénicol (0,5 g); - eau q.s.p. 1 l (pH \approx 5).

après lavage du morceau foliaire

On utilise le même principe d'isolement, à partir du fragment lavé. L'eau de lavage est filtrée sur Millipore 0,45 μ m de porosité HAWP 02500. Le filtre balaie la surface du milieu d'isolement et y reste.

la méthode par impression

La feuille est appliquée fortement sur le milieu et est aussitôt retirée. Elle laisse son empreinte. Les contours et les nervures du fragment végétal sont reproduits par les colonies de levures.

3) Lecture - Identification

L'incubation est faite à la température du laboratoire. Les colonies sont repiquées sur un milieu de Sabouraud additionné de chloramphénicol.

L'identification des différentes espèces a été effectuée selon les méthodes préconisées par LODDER (1970).

II. - RÉSULTATS

Par ces méthodes, nous avons isolé et identifié 12 espèces de levures.

Répartition botanique des espèces isolées

Classification établie suivant AINSWORTH-SPARROW-SUSSMAN (1973).

1. BASIDIOMYCOTINA : *Aessosporon* sp.

2. DEUTEROMYCOTINA

 ' Blastomycètes

 a) les Sporobolomycétacées

Sporobolomyces holsaticus Windisch

Sporobolomyces odorus Derx

Sporobolomyces roseus Kluver et van Niel

Sporobolomyces salmonicolor (Fischer et Brebeck) Kluver et van Niel

b) les Cryptococcacées

1 - genre *Cryptococcus*

Cryptococcus albidus (Saito) Skinner

Cryptococcus laurentii (Kuff.) Skinner var. *laurentii*

Cryptococcus laurentii (Kuff.) Skinner var. *magnus*

2 - genre *Rhodotorula*

Rhodotorula glutinis (Fres.) Harrison

Rhodotorula glutinis (Fres.) Harrison var. *glutinis*

Rhodotorula graminis Di Menna

3 - genre *Torulopsis*

Torulopsis candida (Saito) Lodder

Nos études précédentes (HINZELIN, 1973-1977) ont montré l'intérêt de regrouper les genres en deux sections : les levures à pigments caroténoïdes (*Sporobolomyces* - *Rhodotorula*) d'une part, les levures dites « blanches » d'autre part.

Les levures pigmentées en rouge

Le tableau n° 1 récapitule les genres isolés en fonction du végétal-support et de l'époque.

Tableau n° 1
Tableau récapitulatif des différentes levures, classées par genre

	<i>Salicornia</i>		<i>Atriplex</i>		<i>Aster</i>		<i>Althaea</i>		<i>Juncus</i>		<i>Prunus</i>	
	J	O A	J	O A	J	O A	J	O A	J	O A	J	O A
<i>Sporobolomyces</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rhodotorula</i>	+				+		+		+			+
<i>Cryptococcus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+				+
<i>Torulopsis</i>	+		+									+
<i>Aessosporon</i>	+											

J : Juin; O : Octobre; A : Avril

Nous constatons que, parmi les différents genres, ceux présentant des pigments caroténoïdes, apparaissent majoritaires.

Le genre *Sporobolomyces* domine nettement.

Le tableau n° 2 mentionne dans le détail les espèces isolées suivant le végétal considéré.

Nous remarquons alors que *Sporobolomyces roseus* est abondante, suivie de *Rhodotorula glutinis*.

Deux remarques négatives :

Tableau n° 2
Tableau récapitulatif des différentes levures classées par espèces

	<i>Salicornia</i>	<i>Atriplex</i>	<i>Aster</i>	<i>Althaea</i>	<i>Juncus</i>	<i>Prunus</i>
<i>Sporobolomyces holsaticus</i>					X	
<i>Sporobolomyces odorus</i>				X		
<i>Sporobolomyces roseus</i>	X	X	X			X
<i>Sporobolomyces salmonicolor</i>	X					
<i>Rhodotorula glutinis</i> var. <i>glutinis</i>			X		X	
<i>Rhodotorula glutinis</i>	X					X
<i>Rhodotorula graminis</i>				X		
<i>Cryptococcus albidus</i>				X		
<i>Cryptococcus laurentii</i> var. <i>laurentii</i>	X	X	X	X		
<i>Cryptococcus laurentii</i> var. <i>magnus</i>						X
<i>Torulopsis candida</i>	X	X				X
<i>Aessosporon</i> sp.	X					

1) Aucune levure à pigments caroténoïdes n'a été isolée au mois d'avril.

2) *Rhodotorula rubra*, levure ubiquiste des zones plus ou moins polluées (HINZELIN, 1978) est absente de ces stations protégées.

Les levures blanches

Seul le genre *Cryptococcus* est largement représenté (tableau n° 1). Le tableau n° 2 montre la fréquence importante de *Cryptococcus laurentii*. Ce dernier est aussi absent, en avril. Enfin, en très faible proportion, nous trouvons quelques levures «blanches» avec *Torulopsis candida*.

Nous remarquons l'absence d'espèces potentiellement pathogènes pour l'homme comme *Candida albicans* et de ses commensaux *Geotrichum* sp. et *Trichosporon* sp., espèces naturellement inféodées à l'Homme.

III. — DISCUSSION

Les espèces isolées, représentées par les genres : *Sporobolomyces*, *Rhodotorula*, *Cryptococcus* et *Torulopsis* sont fréquentes sur les cuticules des feuilles des plantes halophiles.

Les feuilles semblent être un habitat privilégié pour certaines levures. Dès 1930, DERX indique que le genre *Sporobolomyces* est communément identifié sur de nombreuses feuilles.

Les espèces régulièrement rencontrées sont des levures pigmentées; les levures blanches sont, pour la plupart, isolées irrégulièrement. Les levures trouvées

fréquemment sur les feuilles sont des espèces capables d'assimiler une grande variété de composés carbonés, tandis que les *Saccharomyces* et les *Pichia*, plus exigeantes, préfèrent des milieux plus riches en sucres (CARMO-SOUSA, 1969).

DI MENNA (1971) explique également l'absence de levures fermentatives, caractéristiques des milieux riches, par le fait que le milieu nutritif de la surface foliaire est généralement pauvre.

La présence de *Torulopsis candida* dans nos résultats est intéressante, car elle est la forme imparfaite de *Debaryomyces hansenii*. Or cette levure résiste à des teneurs en sel de l'ordre de 24 %. COSTELOW et coll. (1954) ont d'ailleurs isolé cette espèce à partir de salaisons.

Les espèces «blanches» sont surtout représentées par *Cryptococcus laurentii*. Nous avons isolé aussi un *Cryptococcus albidus* sur les feuilles d'*Althaea*. Cette dernière espèce fréquente dans le sol est plus rarement isolée au niveau des feuilles (DI MENNA, 1959). Les levures saprophytes, du genre *Cryptococcus* plus particulièrement, sont douées d'une activité cutinolytique considérable (MACNAMARA-DICKINSON, 1981).

Mais la majorité de la population levuriforme de la phyllosphère est représentée par des espèces à pigments caroténoïdes avec les genres *Sporobolomyces* et *Rhodotorula*.

RUINEN (1963) pense que des saprophytes à la surface des feuilles peuvent dégrader la cutine et l'utiliser comme source nutritive. Et en 1966, RUINEN et HEINEN et DE VRIES (1966) montrent que deux levures ubiquistes de la phyllosphère : *Cryptococcus laurentii* et *Rhodotorula glutinis* sont en effet capables d'hydrolyser la cutine.

MACNAMARA et DICKINSON (1981) abondent dans ce sens, en étudiant la dégradation de la cuticule par les champignons saprophytes. *Cryptococcus laurentii* et *Sporobolomyces roseus* utilisent la cutine de l'*Ilex*, comme source de nutriments quand elles se développent dans un milieu de base liquide.

Le tableau n° 1 traduit l'abondance du genre *Sporobolomyces*, plus particulièrement en période estivale. LAST (1955) a observé une corrélation entre l'augmentation du nombre de colonies de *Sporobolomyces* et l'âge de la feuille. Selon cet auteur, ceci serait dû à l'état végétatif de la feuille qui libère, en vieillissant des aliments nécessaires à la croissance de ces microorganismes. De nombreux *Sporobolomyces* se développent considérablement lorsque les feuilles sont parasitées par des micromycètes appartenant à la famille des Pucciniacées, par des nématodes ou par des galles provoquées par des Acariens. Les réserves nutritives sont constituées par des exsudats provenant des feuilles et des substances cellulaires qui ont été endommagées par la gelée, les micromycètes parasites des plantes ou des animaux.

D'autre part, le mode de dispersion des levures appartenant au genre *Sporobolomyces* par ballitospores, peut expliquer sa fréquence. LAST (1955), GREGORY (1952), LAST et PRICE (1969) montrent le rôle de l'humidité qui favorise la quantité de *Sporobolomyces*. Selon notre étude, *Sporobolomyces roseus* est le plus fréquent. L'influence de l'hôte interviendrait au point de vue

nutritif, la cuticule de chaque feuille favorisant telle ou telle espèce de levures. Différents facteurs physiques (humidité, température, ultra-violets, salinité) constituent des paramètres importants pour la croissance ou la survie de ces microorganismes. Au cours de l'année, les espèces levuriformes varient considérablement. D'ailleurs RUINEN (1963) observe que la population de levures de la phyllosphère varie avec la saison et non avec la localisation.

La proportion de levures rouges par rapport aux levures totales est de 6 % en hiver et de 92 % à la fin de l'automne d'après DI MENNA (1959). HAYES (1982) étudiant les feuilles de *Rosa cv Picadilly* saines et infectées par *Diplocarpon rosae* arrive également à ces conclusions : abondance de la flore levuriforme à la fin de l'été, et effets bénéfiques de l'infection des feuilles. La flore levuriforme est composée entre autres par *Sporobolomyces roseus*, *Cryptococcus laurentii* et *Cryptococcus albidus*. Les variations saisonnières en ultra-violets peuvent expliquer la prédominance en été de levures à pigments caroténoïdes protecteurs mais elles n'expliquent pas leur forte diminution en hiver (DI MENNA, 1970). Pour LAST et DEIGHTON (1965) en plus de leur pouvoir protecteur, les pigments des levures permettent à ces microorganismes de mieux utiliser les sources énergétiques disponibles car ils sont aussi des récepteurs d'énergie.

La capacité de survie du genre *Sporobolomyces*, à de fortes concentrations salines, lui permet de coloniser des feuilles submergées par de l'eau saumâtre (PUGH et LINDSEY, 1975). De même, *Rhodotorula glutinis* tolère des concentrations salines avoisinant 16 % (NORKRANS, 1966).

DI MENNA (1959), LAST et PRICE (1969) rapportent que les feuilles seraient un milieu habité par certaines espèces, les plus fréquentes étant *Sporobolomyces roseus*, *Rhodotorula glutinis* et *Cryptococcus laurentii*. Ces trois espèces constituent le cortège isolé des feuilles étudiées.

La faible population levuriforme en avril, confirme des observations antérieures portant sur les eaux fluviales du bassin de Lorraine (HINZELIN, 1973-1977). La chute brutale des espèces en avril est significative. En effet à cette époque, la phyllosphère est peu abondante et c'est une période de repos pour la végétation. Peut-on lier cette constatation à la chute de la teneur en matière organique à la fin de l'hiver, avant le démarrage du nouveau cycle saisonnier ?

CONCLUSION

Nous pouvons conclure avec DI MENNA (1971) en disant que les effets physiques et chimiques du micro-environnement de l'hôte sont plus importants dans la détermination des espèces composant une population de levures que les facteurs biologiques. Il ne faut pas oublier que dans ces associations de microorganismes, la présence des uns peut produire pour les autres, soit une stimulation due à la libération de différentes substances probiotiques, soit un antagonisme protégeant l'hôte par la production de substances antibiotiques.

Ce travail confirme nos résultats (HINZELIN, 1977) antérieurs et conforte notre constatation d'une «population naturelle» composée de *Sporobolomyces* (*Sporobolomyces roseus*, *Sporobolomyces salmonicolor*, *Sporobolomyces odorus*, *Sporobolomyces holsaticus*), de *Rhodotorula* (*Rhodotorula glutinis*, *Rhodotorula graminis*) et de *Cryptococcus* (*Cryptococcus laurentii*, *Cryptococcus albidus*).

Cette «population naturelle» composée en majorité de levures à pigments caroténoïdes, est issue de la phyllosphère. Ces levures sont sous la dépendance étroite de la végétation. Nous savons que le cycle de développement du genre *Sporobolomyces* est lié au cycle végétatif des Phanérogames. Nous n'avons pas isolé de levures halophiles strictes. Les levures semblent s'adapter aisément aux concentrations de sel.

BIBLIOGRAPHIE

- AINSWORTH G.C., SPARROW F.K. et SUSSMAN A.S., 1973 - The fungi - An advanced Treatise. A Taxonomic Review with Keys IV - A. Academic Press, New York.
- BEECH F.W. et DAVENPORT R.R., 1971 - A survey of methods for the quantitative Examination of the yeast Flora of apple and grape leaves. In : Ecology of leaf surface micro-organisms. Academic Press, 640 p., p. 139-158.
- CARMO-SOUSA L., 1969 - Distribution of yeasts in nature. In : The Yeasts. Édité par A.H. ROSE et J.S. HARRISON. Academic Press, London I: 79-105.
- COSTELOW et coll., 1954 - *Debaryomyces hansenii* (Zopf) Lodder et Kreger-van Rij. In : The Yeasts. Ed. J. LODDER, North Holland Pub. Cy.
- DERX H.G., 1930 - Étude sur les Sporobolomycetes. *Ann. Mycol.* 28 (1-2) : 1-23.
- DICKINSON C.H., 1971 - Cultural studies of leaf saprophytes. In : Ecology of leaf surfaces micro-organisms. Academic Press, 640 p., p. 129-138.
- DI MENNA M.E., 1971 - The Mycoflora of leaves of pasture plants in New-Zealand. In : Ecology of leaf surfaces micro-organisms. Édité par T.F. PREECE et C.H. DICKINSON, Academic Press, London, pp. 159-174.
- GREGORY P.H., 1952 - *Nature* London, 170 : 475-477.
- HAYES A.J., 1982 - Phylloplane Micro-organisms of *Rosa* CV. *Picadilly* following infection by *Diplocarpon rosae*. *Trans. Br. mycol. Soc.* 79 (2) : 311-319.
- HEINEN W. and DE VRIES H., 1966 - Stages during the breakdown of plant cutin by soil micro-organisms. *Arch. Mikrobiol.* 54 : 331-338.
- HINZELIN F., 1973 - Étude écologique des levures du genre *Rhodotorula* (Jorg.) Harrison dans les eaux de l'Ouest du Bassin Rhin-Meuse. D.E.A. d'Ecotoxicologie, 1973. Université de Metz - Faculté des Sciences.
- HINZELIN F., 1977 - Contribution à l'étude écologique des levures en milieu aquatique. (Cas particulier d'un écosystème fluvial : la Moselle, et d'un écosystème salin continental : les marais salés de Lorraine). Thèse Sciences - Metz.
- HINZELIN F. et LECTARD P., 1978 - Les levures dans les eaux de la Moselle. *Hydrobiologia* vol. 61, 3 : 209-224.

- LAST F.T., 1955 — Seasonal incidence of *Sporobolomyces* on cereal leaves. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 38 : 221-239.
- LAST F.T. et DEIGHTON F.C., 1965 — The non parasitic microflora on the surfaces of living leaves. *Trans. Br. mycol. Soc.* 48 : 83-99.
- LAST F.T. and PRICE D., 1969 — Yeasts associated with living plants and their environs in the yeasts. vol. 1, Academic Press, 508 p., p. 183-218.
- LODDER J., 1970 — The Yeasts - A taxonomic study. North Holland Pub. Cy.
- MACNAMARA O.C., DICKINSON C.H., 1981 — Microbial degradation of plant cuticle. *In* : Microbial Ecology of the phylloplane. Edited by J.P. Blakeman. Academic Press, 502 p., p. 455-473.
- NORKRANS B., 1966 — Studies on Marine Occuring yeasts : Growth Related to pH, NaCl concentration and Temperature. *Archiv. für Mikrobiologie* 54 : 374-392.
- PUGH G.J.F., BUCKLEY N.G., 1971 — The leaf surface as a substrate for colonization by fungi. Ecology of leaf surface micro-organisms. Édité par T.F. PREECE et C.H. DICKINSON, Academic Press London, p. 431-455.
- PUGH G.J.F., LINDSEY B.J., 1975 — Studies of *Sporobolomyces* in a maritime habitat. *Trans. Br. mycol. Soc.* 65 (2) : 201-209.
- RUIJNEN J., 1956 — Occurence of *Beijerinckia* species in the phyllosphere. *Nature*, London, 177 : 220-221.
- RUIJNEN J., 1963 — The phyllosphere. II - Yeasts from Phyllosphere of Tropical Foliage. *Antonie van Leeuwenhoek* 29 : 425-438.
- RUIJNEN J., 1966 — The Phyllosphere. IV- Cuticle decomposition by micro-organisms in the phyllosphere. *Annls. Inst. Pasteur Paris*, suppl. 3 : 342-346.